第11卷 第2期
1990年5月

动 物 学 研 究
ZOOLOGICAL RESEARCH

Vol. 11, No. 2
May, 1990

背联体贻贝棘尾虫的形态、形态发生及其调节现象*

冯新港 顾福康 张作人

（华东师范大学生物学系，上海）

摘 要

背联体贻贝棘尾虫的每一虫腹面含有相当于正常棘尾虫的腹面纤毛系统，背联两虫任意一侧属于一虫的背面有4列背触毛，它们的排列分布相似于正常棘尾虫的第1—4列背触毛，另一虫背面有2列背触毛，它们相似于正常棘尾虫的第5、6列背触毛。结果表明，背联体棘尾虫是其中两虫各以背面第4列和第5列背触毛之间的皮层区相联接形成的。也有的背联体中背部皮层联接区有变化。无性分裂中背联两虫皮层纤毛结构的形态发生相似于正常棘尾虫，并且两者其皮层纤毛器如口围带、额腹横棘毛、左、右缘棘毛和背触毛等相应结构的发育是同步进行的，推测背联两虫的皮层发育既是相对独立的，又有某种机制控制着相互间的协调。背联体棘尾虫在无性生殖周期中总是经历着一个调节成单体的过程，认为这与背联两虫都具有一套结构功能正常的运动胞器（特别是口围带），而产生向不同方向运动的"不协调"的力有关。

关键词：背联体贻贝棘尾虫，皮层，纤毛器，形态发生，调节

从六十年代开始，张作人等以腹毛目纤毛虫贻贝棘尾虫（*Stylonychia mytilus*）为材料，在其生命史的一定阶段，于不触动细胞核（大核）的条件下，采用干涉细胞质的方法，获得了"人工骈体棘尾虫"（Tchang *et al*., 1964）和"人工背联体棘尾虫"（Tchang *et al*., 1974）。之后，以伪尖毛虫（*Oxytricha fallax*）和矛形侧毛虫（*Pleurotricha lanceolata*）为材料，诱导获得了背联体（Tchang *et al*., 1979）。最近，史新柏等（1987）和卢莉等（1987）应用"移接法"，对贻贝棘尾虫、浮萍棘尾虫（*S. lemnae*）、哈尔滨棘尾虫（*S. harbinensis* n. sp.）、多节核棘尾虫（*S. nodulinucleata* n. sp.）、尖尾劳伦泰拉虫（*Laurentiella acuminata*）和魏氏拟尾柱虫（*Paraurostyla weissei*）多种纤毛虫诱导得到了镜像骈体。这些结果使在原生动物学领域关于细胞模式形成、结构遗传等问题的讨论成为一个活跃的方面。

研究纤毛虫纤毛模式决定是揭示细胞模式形成的一个重要途径（Aufderheide *et*

* 国家自然科学基金资助项目；扫描电镜样品处理和观察得到本校电镜中心姜福明同志的帮助，特此致谢。

本文1988年8月22日收到，1989年1月31日修回。

al., 1980; Frankel, 1984)。在目前所发现的"骈体"和"背联体"中，其中对前者皮层纤毛模式形成研究较为深入，并正在进一步展开，但对背联体的研究尚显不够。对除背联体伪尖毛虫作了摘除大核和大核移位的实验研究（张作人等，1983）外，以前的工作对背联体贻贝棘尾虫的大核调节现象及与细胞质的关系已经积累了较多的资料（Zhang *et al.*, 1979; 张作人等，1982）。在上述工作的基础上，继续追查背联体的皮层纤毛模式，皮层结构的遗传，以及背联体的形成，调节机理等，也可为细胞模式形成问题提供有价值的资料。为此，作者尝试开展了本文的工作。

材料和方法

研究材料源于上海动物园小池塘中采集的贻贝棘尾虫。将棘尾虫置于池塘过滤水中，定时适量喂食草履唇滴虫（*Chilomonas paramecium*），室温培养，育成无性繁殖系。之后按邹士法提出的方法对棘尾虫施行人工切割手术，获得背联体棘尾虫，并以相同于正常棘尾虫的方法进行培养。

在应用光学显微镜观察活体背联体棘尾虫的同时，以蛋白银染色方法（庞延斌等，1983）和扫描电镜技术在不同水平上显示背联体的皮层形态及其演化，并以照相记录之。扫描电镜样品的处理方法见以前的报告（顾福康等，1987）。

结果

1.活体观察

本研究获得的人工背联体贻贝棘尾虫与张作人等（1974，1982）报告的相似，它是由两个正常贻贝棘尾虫以背部相联接的联体，具有两个能进行摄食的口，有两套核器。

观察到同一培养中背联两虫以背部联接时的几种不同状态：（1）两棘尾虫以背部近中央皮层纵长大部分区域相联接，两虫相处较紧密；（2）两棘尾虫也以背部近中央皮层纵长大部分区域相联接，但两虫前部出现一定程度的分离，口区间距离变大；（3）背联两虫前部较大程度分开，但后部仍然牢固联接；（4）背联两虫仅以后端少部分区域相联接，此对的背联体必然会拉开成两个正常棘尾虫。另外也有背联体棘尾虫其两虫各以背面一侧皮层联接的情况。

正常单体棘尾虫通常以腹面纤毛器支撑，在培养皿底部匍匐爬行。背联体棘尾虫有时栖息在培养皿底部，但运动时背联两虫绕其纵轴旋转，沿较直的路径向前泳动。即将拉开成两虫的"背联体"则主要以爬行式运动，其中两虫经由一系列急剧拉扯动作爬行，结果则会分离成两个单体虫。

2.背联体棘尾虫的皮层形态

扫描电镜和蛋白银染色方法显示，背联体中的两个腹面各含有一套相似于正常棘尾虫的腹面纤毛系统，其中在前部自前至后以顺时针方向旋转的口围带，以及波动膜，按8、5、5模式排列的额腹横棘毛和位于两侧的左、右缘棘毛完整无缺。但左、右两列缘棘毛相互靠得很近，处于它们中间的腹面却显得稍为内陷。在大多数情况下，背联体

两侧的任意一个侧面内，其中一虫所属的背面有 4 列背触毛，背触毛的排列分布相似于正常棘尾虫的第 1 — 4 列背触毛；另一虫背面有 2 列背触毛，它们相似于正常棘尾虫的第 5 、 6 列背触毛（图版 I ， 1 ）。因此，背联体两虫的背部联接实际上是各自的第 4 、 5 列背触毛列之间的细胞质连接，结果使背联一虫的第 1 — 4 列背触毛和另一虫的第 5 、 6 列背触毛分布在背联体的同一侧面上。背皮层区较大程度分开但后部仍牢固连接的背联体，其背触毛分布模式与前者相似（图版 I ， 2 ），只是前部的 6 列背触毛归各自的前部所有。也有时观察到背联体其侧面含有一虫的第 1 、 2 （或第 1 — 3 ）和另一虫的第 3 — 6 （或第 4 — 6 ）背触毛列，甚至有的背联体侧面纤毛系统由一虫的 1 列和另一虫的 5 列背触毛所组成（图版 Ⅱ， 7 ）即将分离成两虫的“背联体”，每一虫背面各有 6 列背触毛，它们的分布模式相似于正常棘尾虫。

在少数背联体中发现，其腹面棘毛有增加的趋势，并且各种棘毛的大小反常，但背触毛数目未见增加（图版 I ， 3 ）。

蛋白银染色方法显示的背联体的每套纤维系统（图版 I ， 4 ）与正常棘尾虫上观察到的纤维系统（史新柏，1985）表现出的极性、分布排列方式等特征是一致的。

3.背联体棘尾虫皮层结构的形态发生

背联体棘尾虫无性分裂周期中相联两虫的皮层形态发生同时进行，各原基按口器、额腹横棘毛、缘棘毛和背触毛的先后顺序相继发生。背联体其中以一侧的虫体为例，它们的演化过程如下：

口器　口器发生是皮层纤毛器形态发生的最早迹象。开始时在腹面最左侧一根横棘毛左前方出现一小群毛基体，由这一位置，毛基体不断增多，毛基体区并逐渐向前方皮层扩展，直至接近老口围带基部、在老口围带基部和横棘毛之间形成一狭长的口围带原基。原基区内，每一毛基体向外伸出的短小纤毛芽相互挤在一起（图版 Ⅰ， 8 ）。原基进一步生长时，按自前至后顺序将无秩序排列的毛基体组装成小膜。接着，在其右侧出现波动膜原基（图版 Ⅱ, 9 ）。新口原基和波动膜原基最终成后仔虫的口围带和波动膜。

口器发生时老口的波动膜自前至后瓦解，在瓦解区产生许多毛基体（图版 Ⅱ， 11），进而排列成波动膜原基，形成新波动膜。但未观察到老口围带有明显变化的迹象，可能背联体中前仔虫口围带是由继承老口围带而来的。

额腹横棘毛　口围带原基形成时，在腹面中部范围的部分老额腹棘毛瓦解，在前、后两个棘毛瓦解位置各形成几个毛基体列，毛基体向外长出纤毛芽（图版 Ⅰ， 10）。毛基体并继续增殖，随即这两个区域形成的纤毛条索变为平行排列状态，组成前、后两组各含 5 列纤毛条索的额腹横棘毛原基（图版 Ⅱ， 11）。此后前、后波动膜原基前端也各自分出一小段原基，参与到相应的额腹横棘毛原基区中，定位于其中左前方。新棘毛原基分段时，在前、后各 5 列原基中，自左至右断成 3 、 3 、 3 、 4 、 4 模式。虫体纵向拉长，至中部收缩时，这前、后两个区域发育的新棘毛向前、后预定位置移动和分散开来，每个新棘毛在移动过程中纤毛芽继续生长。虫体分裂沟加深（图版 Ⅱ， 12）时，新棘毛已基本定位，成为所在前、后仔虫的额腹横棘毛，前、后波动膜原基分出的一段原基也各自成为前、后仔虫的一根额棘毛。

除处于棘毛原基区的部分老额腹棘毛先行瓦解消失外，其他老棘毛是在虫体演化过

程中逐渐由皮层细胞质吸收的，但前部几根老额棘毛和后部5根横棘毛的变化最为缓慢，虫体明显分成前、后仔虫时，它们还依然存在。

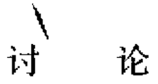
缘棘毛　新缘棘毛的发生开始于额腹横棘毛原基分段之时。开始时在左、右缘棘毛列中的前端和中部有几根老缘棘毛的纤毛分散开来，经历瓦解过程（图版Ⅰ，11）。在解体的老缘棘毛基部位置产生毛基体，形成新缘棘毛原基，而后新缘棘毛原基偏向所在老缘棘毛列的右侧朝后伸展，在此过程中原基分段、分散开来（图版Ⅰ，5）。虫体出现明显的分裂沟时，原基中毛基体已长出纤毛，它们分别演化成前、后仔虫的左、右缘棘毛列。其他老缘棘毛在虫体分裂成前、后仔虫时逐渐消失。

背触毛　当背联体棘尾虫虫体伸长，但其中部尚未见分裂沟时，在第1、2、3列背触毛中各前半部分的中部和后半部分的中部，老背触毛基体瓦解，于相应位置产生前、后第1、2、3列背触毛原基。每列背触毛原基增殖到一定长度后，其中前、后的第3列原基各断开成两部分，断开的前部分毛基体继续增殖向后伸展，后部分则偏向前部分的右侧向前伸展，结果这前、后第3列分出的一列成为第4列背触毛原基（图版Ⅰ，5）。

前、后右缘棘毛原基分段、伸展开来时，各在其右前侧发生前、后第5、6列背触毛原基，初期每列原基毛基体紧挤在一起，第5列原基较长，第6列较短（图版Ⅰ，5）。后来毛基体向后伸展分散开来，并随着虫体的演化转到背面。新背触毛列发生的结果使背联体两侧分别含有一虫的前、后第1—4列背触毛原基和另一虫的前、后第5、6列背触毛原基。虫体分成的前、后仔虫即将分离时，这些背触毛原基成为所在仔虫的背触毛列（图版Ⅰ，6）。

尾棘毛　背触毛发育中，于前、后的第1、2、4列背触毛原基后端均发生一尾棘毛原基（图版Ⅰ，5），它们演变成前、后仔虫的各3根尾棘毛（图版Ⅰ，6）。

大多数情况下，背联体棘尾虫无性分裂生殖的结果，产生前、后两个背联体仔虫。但前部较大程度分开的背联体，无性分裂后往往产生一个背联体的后仔虫，前仔虫则分成两个单体虫。



讨　论

1.对背联体棘尾虫已有过较多的研究，但主要集中在核器演化及其调节方面，对它的皮层结构模式和背联两虫的相互关系问题，尚未见详细的报道。作者的结果表明，组成背联体棘尾虫的两套腹面皮层纤毛器是相同的，又是各自独立的结构，但背联两虫的背面皮层则是连续的，在两者背面组成的背联体的每一侧，含有属于一虫的4列背触毛（相当于正常棘尾虫的第1—4列背触毛）和属于另一虫的2列背触毛（相当于正常棘尾虫的第5、6列背触毛），以及在少数背联体中每一侧含有属于一虫的2列或3列背触毛和属于另一虫的4列或3列背触毛，甚至是含有属于一虫的1列背触毛和属于另一虫的5列背触毛的情况。显然，在前一种情况下，背联体棘尾虫两虫是以背面第4列背触毛和第5列背触毛之间的背皮层区相接而形成的一整体。在后几种情况下，也不难看出背联体两虫的背皮层联接区位置。从结构上可以肯定，背联体两虫的皮层细胞质是相

沟通的，又各自具有一套完整的皮层小器官。

2.无性分裂过程中背联两虫其腹面皮层纤毛器的形态发生与正常棘尾虫的发育过程（张作人等，1965）没有明显的差别。背触毛的发生也与至今所报道的棘尾虫的情况相似，第1、2、3、4列背触毛原基在细胞背面形成，它们的发生与老背触毛列有联系，而第5、6列背触毛原基则是在腹面形成，它们发生过程中与老的右缘棘毛有特定的位置关系，之后才转移到背面。作者在蛋白银染色标本中仔细检查了背联两虫的结构演化，值得注意的是皮层形态发生过程中两者同种纤毛器的形成表现出相应的同步性，没有可觉察得到的超前或滞后现象。这便意味着无性分裂过程中背联两虫细胞皮层的分化，尽管是相对独立的，但又有某种机制控制着两者在该过程中的同步协调。少数背联体中观察到腹面模式反常，其原因有待作进一步的探索，这可能与背联两虫带来的某种干扰有关。

3.背联体棘尾虫在无性生殖周期中经历着一个调节成单体的过程，调节的比例依培养条件而异，温度低食量适中时比例较小，温度高食料不足时比例较高，无论怎样，这种调节现象总是存在。背联体的背联程度也不尽相同，这些现象似乎也可以表明背联体棘尾虫两虫具有自身的独立性，作为一个"整体"，它们可以协调同步，但由于其腹面都具有结构功能正常的纤毛器（特别是口器），会产生向不同方向运动的"不协调"的力，结果势必使之调节成两个单体虫。但从背联两虫皮层联接区处于第4列和第5列背触毛之间的位置，甚至发展到在第1列和第2列背触毛之间的的位置等几种情况来看，背联体调节成单体的过程也可能与背联两虫背皮层联接区一定程度的横向转移变化有关。

参 考 文 献

史新柏　1985　棘尾虫的纤维系统。中国原生动物学学会第三次学术讨论会论文摘要汇编，第27—28页。

史新柏、邱子健、卢莉　1987　获得贻贝棘尾虫镜像骈体的新方法及骈体形成机理的讨论。中国原生动物学学会第四次学术讨论会论文摘要汇编，第36—37页。

卢　莉、史新柏　1987　移核法获得镜像骈体在五种腹毛类纤毛虫上的试用。中国原生动物学学会第四次学术讨论会论文摘要汇编，第43—44页。

张作人、史新柏、庞延斌　1965　棘尾虫的嗜银系在生殖过程中的演化。动物学报　17（3）:231—241。

张作人、庞延斌、顾福康、邹士法　1982　背联体贝尾棘虫大核摘除、移位后的调节现象。动物学报　28(4):325—330。

张作人、庞延斌、黄明　1983　伪尖毛虫细胞核质关系的实验研究。动物学报　29（2）:149—155。

庞延斌、顾福康、邹士法　1983　应用于腹毛类纤毛虫的一种改进的蛋白银染色方法。华东师范大学学报（自然科学版）　4:87—93。

顾福康、庞延斌、张作人　1987　一种游仆虫无性分裂生殖的研究，Ⅰ. 形态学和核器的演化。动物学报　33(3):244—247。

Aufderheide, K. J., Frankel, J. and Williams, N. E. 1980 Formation and positioning of surface-related structures in protozoa. Microbiol. Rev., 44(2):252—302.

Frankel, J. 1984 pattern formation in ciliated protozoa. In"Pattern formation: A primer in developmental biology"(Ed. by Malacinski, G.M. & Bryant, S.V.), pp. 163—196. Macmillan. New York.

Tchang, T.R., Shi, X.B. and Pang, Y.B. 1964 An induced monster ciliate transmitted through three hundred and more generations. Sci. Sin., 13:850—853.

Tchang, T.R. and Pang, Y.B. 1974 The experimental analysis of the nucleo-cytoplasmic relation of *Stylonychia*. Sci. Sin. 17:512—252.

Tchang, T.R. and Pang, Y.B. 1979 Similar dorsi-conjugants obtained from three genera of hypotrichs by identical operations (abstract). J. Protozool., 26(3):32A—33A.

Zhang, Z.R. and Pang, Y.B. 1979 Phenomenon of macronuclear regulation on artificial dorsi-conjugant *Stylonychia* and its relation to the cytoplasm. Sci. Sin., 22(4):467—470.

图版说明

图版 I

1.背联体棘尾虫一虫腹面和一侧的第1—6列背触毛，×650，（1—6，蛋白银染色照片）。
Ventral side of one component cell, and 1st to 6th DB rows on one side of the dorsi-connected *Stylonychia mytilus*. X650.(fig. 1 to 6, protargol staining micrographs).

2.较大程度分离的背联体其一侧的第1—6列背触毛，×630。
A further separated dorsi-connected *S. mytilus*, 1st to 6th DB rows on its one side. ×630.

3.背联体一虫腹面和一侧的背触毛（第1—6列），×550。
Ventral side of one component cell, and, DB rows (1st to 6th) on one side of dorsi-connected *S. mytilus*. ×550.

4.背联体棘尾虫部分纤维系统，×700。
Some fibril system in dorsi-connected *S. mytilus*. ×700.

5.前、后右缘棘毛原基（RMP），前、后第1—6列背触毛原基（数字所示）和尾棘毛原基（箭头所示），×600。
Anterior & posterior right marginal primordia (RMP), anterior & posterior rows(1st to 6th) of DB primordia (numbers), and caudal cirri primordia (arrows). ×600.

6.新背触毛列，和前仔虫尾棘毛（箭头所示），×500。
New DB row, and caudal cirri of proter (arrows). ×500.

图版 II

7.背联体棘尾虫一侧第1—6列背触毛的分布，×670。（7—12，扫描电镜照片）。
Distribution of DB rows (1st to 6th) on one side of dorsi-connected *S. mytilus*. ×670. (fig. 7 to 12, SEM micrographs).

8.口围带原基（AZMP），×2000。
AZM primordia (AZMP). ×2000.

9.波动膜原基（UMP），×1500。
Undulating membrane primordia (UMP). ×1500.

10.早期前、后额腹横棘毛原基（FVTCP），×900.
Anterior & posterior FVTC primordia (FVTCP) in early stage. ×900.

11.开始瓦解时的左、右缘棘毛（箭头所示），排成列的前、后额腹横棘毛原基和老波动膜（UM）瓦解位置出现的毛基体（箭头所示），×1120。
RMC & LMC beginning to disintegrate(arrows), rows of anterior & posterior FVTCP, and, kinetosomes (arrows) appear on the site where old undulating membrane (UM) disintegrated. ×1120.

12.分化中的前、后仔虫，×460。
Proter & opisthe under differentiation. ×460.

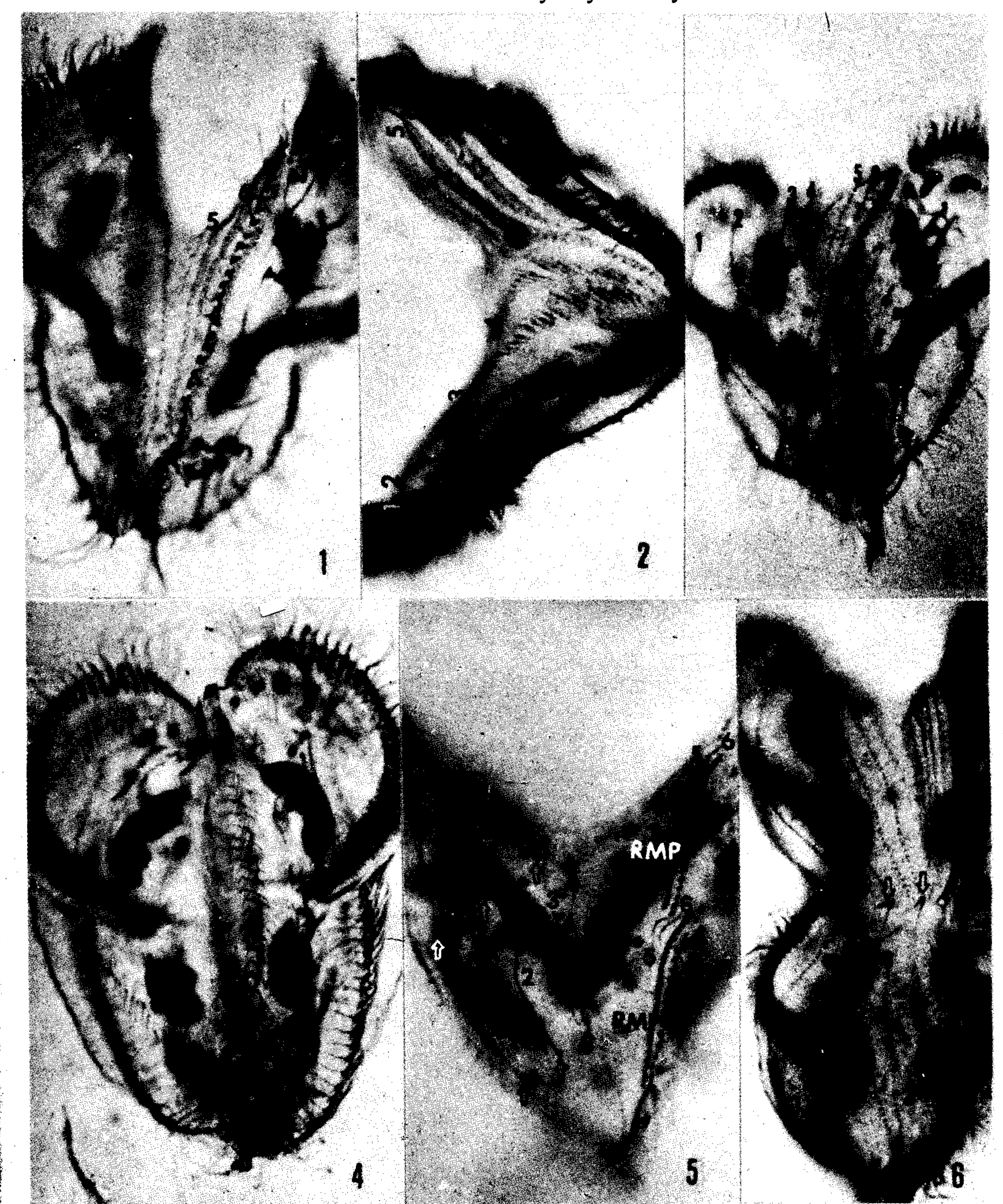
THE MORPHOLOGY MORPHOGENESIS, AND THEIR REGULATION OF DORSI-CONNECTED *STYLONYCHIA MYTILUS*

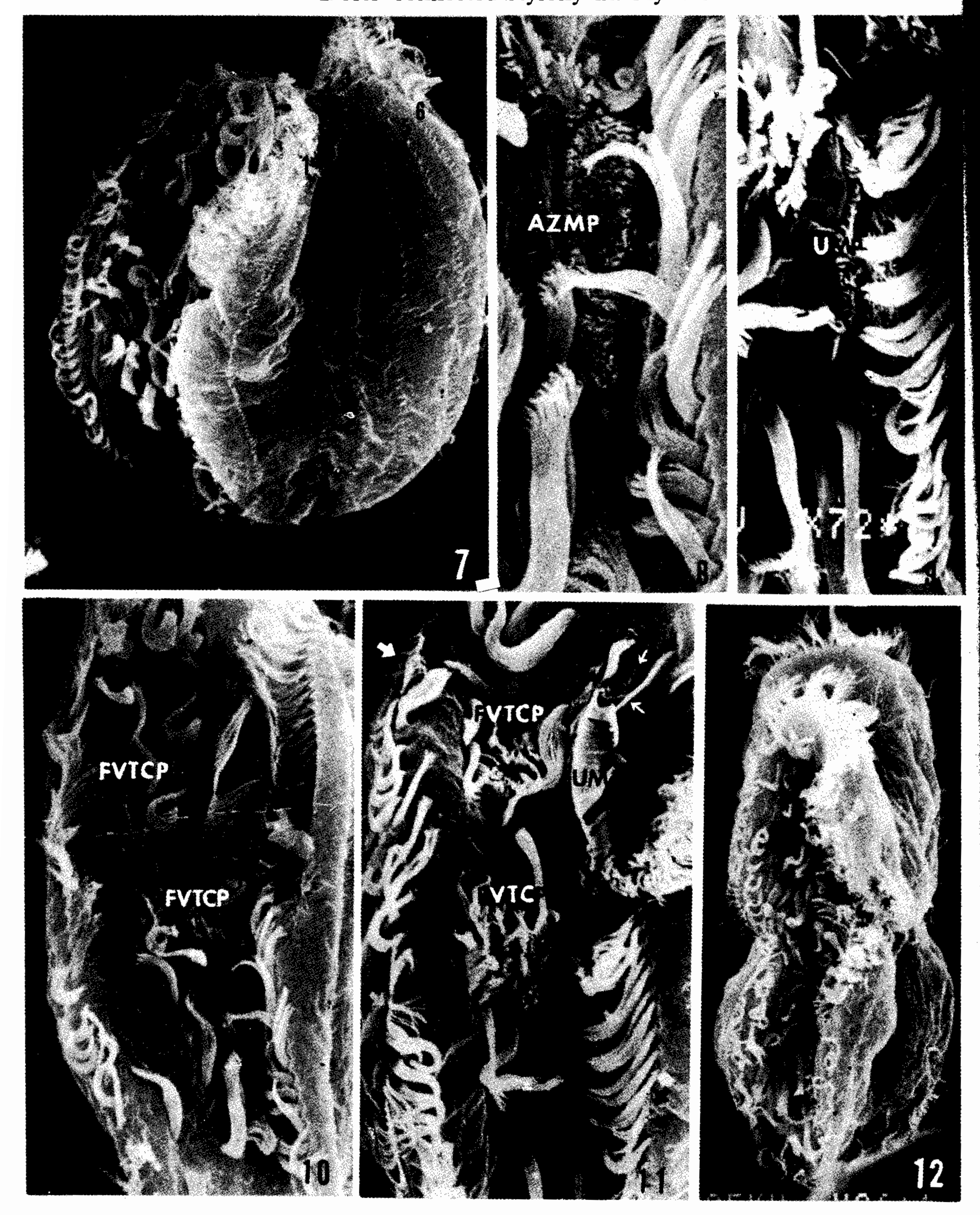
Feng Xingang　Gu Fukang　Zhang Zuoren

(Department of Biology, East China Normal University, Shanghai)

Dorsi-connected *Stylonychia mytilus* (two normal cells connected on dorsal sides) can be obtained by artificial induction, i. e., certain pattern of cutting operation. Results from protargol staining and scanning electron microscopy (SEM) revealed that in each ventral side of the two dorsi-connected component cells, there are ventral ciliatures corresponding to a normal *S. mytilus*. In most cases, on any side of dorsi-connected *S. mytilus*, there are 4 rows of dorsal bristles (DB) on the dorsal side of one component cell(arranged similar to lst to 4th DB rows in normal cell), while 2 DB rows (similarly arranged as 5th & 6th rows in normal cell), are on the dorsal side of the other component cell. It is observed that most of dorsi-connected *S. mytilus* are formed by the connection of two cells at their dorsal cortical region between their 4th & 5th DB rows. Also, there are cases of various forms of dorsal cortical connections. During asexual division, the morphogenesis of cortical ciliatures on two dorsi-connected cells are similar to that of normal *S. mytilus*. In both of them, various cortical ciliatures, such as adoral zone of membranelles (AZM), frontal, ventral & transverse cirri (FVTC), right marginal cirri (RMC), left marginal cirri (LMC), and DB, are developed synchronously. Thus, it is supposed not only the cortical development in the two dorsi-connected component cells are relatively independent, but, there's also certain mechanism contrplling their mutual coordination. During asexual reproduction, dorsi-connected *S. mytilus* are always in the processes of being regulated to normal cells. It is suggested that this is related to the "un-coordinated" tendencies toward opposite directions due to the presence of a whole set of locomotive organelles (especially, AZM) with normal structures and functions in each component cell of the dorsi-connected *S. mytilus*.

Key Words: Dorsi-connected *Stylonychia mytilus*, Cortex, Ciliature, Morphogenesis, Regulation


1
2
4
5
6
RMP


6
7
AZMP
8
U
10
FVTCP
FVTCP
FVTCP
UM
VTC
11
12